

Etude génétique de la reproduction d'un croisement chez le palmier à huile *Elaeis guineensis* ⁽¹⁾

Application à la production de semences sélectionnées et à l'amélioration

J.-C. JACQUEMARD (2), J. MEUNIER (3) et F. BONNOT (4)

Résumé. — Chez le palmier à huile, la solution la plus efficace pour améliorer la valeur des semences fournies aux planteurs consiste à reproduire les meilleurs croisements décelés chaque année dans les essais comparatifs d'hybrides. On sait en théorie que la reproduction d'un hybride donné $A \times B$ est possible en croisant des échantillons d'arbres A' et B' descendants de A et B par autofécondation. Plusieurs essais plantés en Côte-d'Ivoire et au Cameroun vérifient cette hypothèse et montrent qu'un échantillon de 12 à 20 croisements suffit à reproduire fidèlement un hybride donné. Les semences ainsi produites sont d'ailleurs améliorées par rapport à l'hybride de départ grâce à une sélection phénotypique supplémentaire sur les caractères les plus héréditaires, comme la teneur en pulpe, la qualité de l'huile et surtout la croissance en hauteur. L'application de ce principe aux meilleurs croisements de la reproduction permet de plus, en exploitant la variabilité intra-croisement, un progrès sur le rendement de 10 à 20 p. 100, en même temps qu'une diminution de l'hétérogénéité des plantations. Ce système d'amélioration en parallèle avec la sélection récurrente réciproque est particulièrement intéressant pour une plante pérenne comme le palmier à huile puisqu'il permet un gain important à court terme avec une génération d'avance sur le cycle normal d'amélioration.

INTRODUCTION

Chez le palmier à huile *Elaeis guineensis*, il a été démontré que les croisements entre des arbres d'origines géographiques différentes avaient une production annuelle d'huile de palme nettement supérieure à celle des croisements intra-origine [Gascon et de Berchoux, 1964].

Ce résultat, attendu chez une plante allogame, renforçait l'intérêt de l'orientation prise à la suite de la découverte de l'hérédité du caractère épaisseur de la coque : la production de semences $D \times P$ entre des *dura* Déli et des *pisifera* d'origines africaines se généralisait.

Le problème du sélectionneur devenait alors : trouver quels étaient les croisements les plus producteurs afin de ne livrer que ceux-là aux planteurs. Dans ce but, l'I.R.H.O. avait adopté en 1957 la sélection récurrente réciproque comme schéma d'amélioration [Meunier et Gascon, 1972]. Cette méthode consiste à comparer le maximum de croisements dans des essais comparatifs (ou tests de descendance). La plantation de plusieurs centaines d'hectares de ces essais montra alors que certains types de croisements étaient supérieurs à d'autres, mais aussi que l'écart entre les plus mauvais et les meilleurs croisements était plus important que prévu : certains arbres donnent en combinaison des hybrides particulièrement intéressants. Cependant, l'identification de ces croisements d'élite n'a d'intérêt pratique que si l'on est capable de les reproduire pour les livrer en quantités suffisantes aux plantations.

Les lois de la génétique quantitative montrent qu'en théorie on peut « reproduire » exactement un croisement

en utilisant les autofécondations de ses parents. L'I.R.H.O. a retenu ce principe pour produire ses semences sélectionnées. Toutefois, il paraissait prudent de vérifier la théorie et plusieurs essais ont été implantés sur la Station de La Mé en Côte-d'Ivoire afin de démontrer la valeur de la méthode. Le premier de ces essais est maintenant dans sa dixième année et il nous semble intéressant d'examiner sans plus attendre les résultats et d'analyser les conséquences pour l'amélioration et la production de semences.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Trois essais, LM-GP 7.1, 2 et 3, plantés respectivement en 1970, 1971 et 1975 étudient la reproduction de 3 hybrides différents suivant le principe ci-après (Fig. 1) :

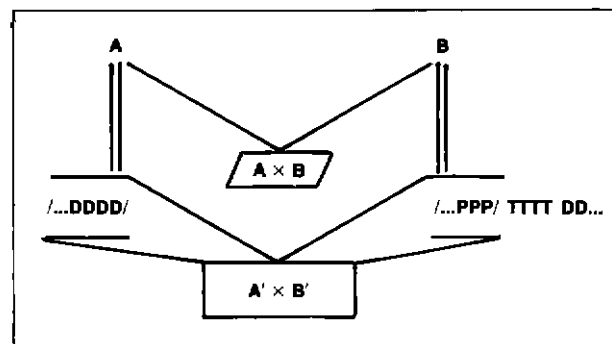


FIG. 1.

Etant donné un *dura* A, un *tenera* B et leurs autofécondations, on reproduit l'hybride $A \times B$ en croisant individuellement un échantillon des *dura* de l'autofécondation de A par un échantillon des *pisifera* de l'autofécondation de B (la reproduction exacte utiliserait les *tenera*, mais nous avons préféré nous placer dans les conditions de la production de semences).

(1) Communication présentée à la Conférence internationale « The oil palm in agriculture in the eighties », 17-20 juin 1981 à Kuala Lumpur (Malaisie).

(2) I.R.H.O., Service Sélection de la Station de La Mé. B.P. 13, Bingerville (Côte-d'Ivoire).

(3) I.R.H.O., Département Sélection. GERDAT, B.P. 5035 - 34032 Montpellier Cedex (France).

(4) I.R.H.O., Département Statistique. GERDAT, B.P. 5035 - 34032 Montpellier Cedex (France).

Pour réaliser chacune des reproductions on a pris au hasard 23 *dura* différents et 12 à 14 *pisifera*, certains *pisifera* étant croisés avec 2 *dura* (LM-GP 7.1 et 3) ou 3 *dura* (LM-GP 7.2).

Chaque essai a été planté selon un dispositif en blocs complets à 8 répétitions et 2 objets, la parcelle élémentaire comportant 26 arbres de l'hybride A × B et 26 arbres de la reproduction A' × B', pris dans 26 croisements différents (1 arbre par croisement par répétition). Les hybrides étudiés sont des croisements Déli × La Mé :

L9T × D132D (LM-GP 7.1),
L11T × D112D (LM-GP 7.2) et
L7T × D6D (LM-GP 7.3)

Nous avons également indiqué les résultats de deux essais qui reproduisent l'hybride L2T × D10D de façon différente par des croisements top-cross (Fig. 2). L'essai LD-GP 3 planté au Cameroun en 1970 étudie les descendance de 24 *tenera* pris au hasard dans l'autofécondation de L2T croisés avec D10D ; l'essai LM-GP 6 planté en Côte-d'Ivoire en 1972 utilise 24 *dura* de l'autofécondation du D10D croisés avec L2T.

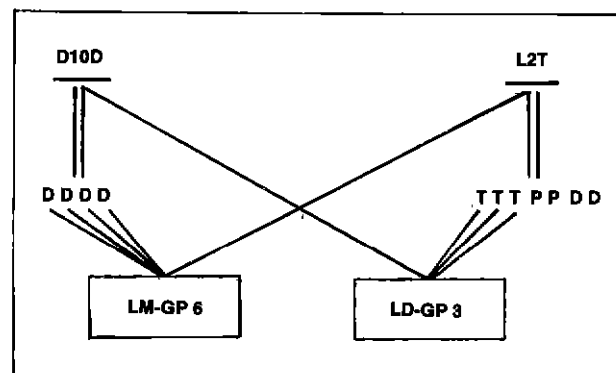


FIG. 2.

Le dispositif expérimental de ces deux essais est un lattice 5 × 5 équilibré à 6 répétitions, la parcelle élémentaire est composée de 2 lignes de 5 arbres.

RÉSULTATS

Comparaison des moyennes.

Le tableau I compare, pour les 5 essais, les productions annuelles des croisements et de leur reproduction. Bien que les matériels étudiés aient des potentiels différents et soient observés à des âges variables, l'identité entre un croisement et sa reproduction est remarquable aussi bien pour le poids total de régimes et ses composantes que pour la production d'huile.

Notons que dans les 3 essais LM-GP 7 on n'a pas trouvé de différences significatives entre les *dura* et les *tenera* pour la production de régimes.

Il y a également une bonne concordance pour la composition des régimes dans les essais LM-GP 7.1 et LM-GP 6. Pour l'essai LM-GP 7.2, une légère sélection avait été effectuée sur les *dura* de l'autofécondation du D112D pour leur teneur en pulpe. Les analyses montrent qu'en même temps on avait également agi sur le pourcentage de fruits sur régime et sur la teneur en huile. Ces résultats se retrouvent dans la reproduction. Il faut également signaler que dans ce dernier essai l'échantillon de *pisifera* utilisé est le plus faible. Dans tous les cas les taux d'extraction d'un croisement et de sa reproduction ne diffèrent pas. On note une augmentation significative du poids moyen du fruit dans deux essais. Enfin, la légère différence sur la croissance en hauteur est due à un biais involontaire sur les *pisifera* : en effet, dans notre désir de réaliser ces essais le plus tôt possible, on a eu tendance à utiliser les *pisifera* qui donnaient du pollen les premiers ; il s'avère que ces arbres plus « masculins » poussent sensiblement plus vite que leurs frères.

Signalons que dans tous ces essais (sauf LD-GP 3) les reproductions ne sont pas absolument rigoureuses puisque l'on a utilisé le parent *tenera* comme femelle dans chaque hybride et ses descendants comme parents mâles (*pisifera*) dans la reproduction. Le fait qu'on ne trouve pas de différence indique donc qu'il n'y a pas d'effet maternel décelable pour les caractères étudiés, sauf peut-être pour le poids moyen du fruit.

Comparaison des variances.

On sait que pour un caractère quantitatif affecté par l'hétérosis, la consanguinité plus ou moins poussée des parents a pour effet d'augmenter la variance entre croise-

TABLEAU I. — Comparaison des productions annuelles des hybrides et de leur reproduction
(Comparison of annual yields of hybrids and their reproduction)

Essai (Trial)	Année de plantation (Planting year)	Matériel (Material)	Régimes (Bunches)			Huile (Oil) (t/ha)	Age observé (observed) (ans-years)
			Nombre (Number)	Poids (Weight)			
				moyen (mean)	total		
LM-GP 7.1	1970	L9T × D132D	8,6	12,8	110	3,47	6-9
		Reproduction	8,4	12,9	108	3,31*	
LM-GP 7.2	1971	L11T × D112D	6,6	13,4	88	2,47	6-8
		Reproduction	6,8	13,6	92	2,62	
LM-GP 7.3	1975	L7T × D6D	12,3	4,5	56	—	3-4
		Reproduction	12,0	4,5	53	—	
LD-GP 3	1970	L2T × D10D	10,0	10,5	104	—	8-9
		Top cross/D10D	9,9	10,8	106	—	
LM-GP 6	1972	L2T × D10D	15,8	6,2	98	2,78	3-7
		Top cross/L2T	15,6	6,3	99	2,79	

TABLEAU II. — Comparaison des caractéristiques *tenera* des régimes d'un hybride et de sa reproduction
(Comparison of *tenera* characteristics of the bunches of a hybrid and its reproduction)

Essai (Trial)	Matériel (Material)	P. 100				F	P. 100 HP	Croissance (Growth) (cm/an-year)
		F	P	H	HS			
LM-GP 7.1	L9T × D132D reproduction	65,0 64,3	78,7 79,6	53,1 51,9**	75,3 75,0	7,7 8,3**	27,2 26,6	48 52*
LM-GP 7.2	L11T × D112D reproduction	63,5 61,5*	76,1 77,9*	50,0 51,7**	72,7 74,2**	8,7 9,7**	24,2 24,8	45 48*
LM-GP 6	L2T × D10D top cross/L2T	62,4 61,6	78,3 78,5	50,5 50,6	72,5 72,6	9,4 9,6	24,7 24,5	

P. 100 { F = fruits sur régime (fruit/bunch)
P = pulpe/fruit (pulp/fruit)
H = huile/pulpe fraîche (oil/fresh pulp)
HS = huile/pulpe sèche (oil/dry pulp)
HP = huile de palme/régime (oil/bunch)

F = poids moyen du fruit (average fruit weight) — g
Seuils de signification (Significance levels) : * = 5 p. 100
** = 1 p. 100.

ments [Gallais, 1977]. Il ne serait donc pas surprenant de trouver que l'ensemble des individus constituant une reproduction présente une variance supérieure à celle de l'hybride parental.

En fait, les résultats du tableau III montrent, qu'à l'intérieur d'un hybride, la variance de la reproduction n'est pas significativement différente de celle du croisement de départ (son estimation peut même apparaître inférieure du fait de l'erreur expérimentale). La différence observée pour le poids moyen du fruit dans l'essai LM-GP 7.2 provient, en fait, de l'écart sur les moyennes, les coefficients de variations chez A × B et A' × B' étant très voisins.

L'ensemble de ces résultats permet d'affirmer qu'à partir du moment où l'on a observé un croisement particulièrement intéressant, il est possible de le reproduire en grandes quantités suivant la méthode décrite. La reproduction aura la même valeur moyenne et la même variabilité que l'hybride choisi.

ÉTUDE GÉNÉTIQUE

Variances et héritabilités.

Les essais LM-GP 7.1 et 2 ont été construits selon une structure familiale hiérarchisée correspondant au modèle NC I de Comstock et Robinson (chaque *pisifera* est croisé avec plusieurs *dura*). Ceci permet l'étude des variances génétiques, après quelques adaptations pour tenir compte de l'introduction des autofécondations dans nos schémas.

La valeur Y_{ijk} d'un individu se décompose selon le modèle statistique suivant :

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_{ij} + \delta_k + e_{ijk},$$

où μ est la moyenne générale,

α_i l'effet du *pisifera* i,

β_{ij} l'effet du *dura* j croisé avec le *pisifera* i,

δ_k l'effet de la répétition k,

et e_{ijk} représente l'effet de l'environnement non contrôlé et la déviation génétique due aux individus à l'intérieur d'un croisement.

TABLEAU III. — Comparaison des variances pour les *tenera* d'un croisement et ceux de sa reproduction
(Comparison of variances for the *tenera* of a cross and those of its reproduction)

Caractère (Character)	LM-GP 7.1 (3-9 ans-years) L9T × D132D			LM-GP 7.2 (3-8 ans-years) L11T × D112D			LM-GP 6 (3-7 ans-years) L2T × D10D		
	A × B	A' × B'	F	A × B	A' × B'	F	A × B	A' × B'	F
Kg régimes/an (bunches/year)	260	305	1,17	279	310	1,11	266	221	(1,20)
Nombre de régimes (No. of bunches)	4,25	5,31	1,25	8,79	8,26	(1,06)	6,06	6,27	1,03
P. 100 Fruits/régime (fruit/bunch)	19,4	23,4	1,21	30,3	43,4	1,43*	29,7	33,3	1,12
— Pulpe/fruit (pulp/fruit)	18,7	15,7	(1,20)	24,2	22,0	(1,10)	16,0	18,6	1,16
— Huile/frais (oil/fresh pulp)	7,6	9,6	1,27	10,9	11,2	1,03	14,3	10,4	(1,38)
— Huile/sec (oil/dry pulp)	4,2	5,5	1,33	6,2	8,3	1,33	7,7	6,6	(1,18)
Fruit (g)	2,21	2,43	1,10	2,55	4,56	1,79***	2,81	2,50	(1,13)
P. 100 Huile de palme (palm oil)	10,3	9,3	(1,11)	12,0	10,4	(1,16)	7,3	10,2	1,39
Seuil (level) 5 %			1,39			1,41			1,85

A × B = croisement (cross).

A' × B' = reproduction.

Entre parenthèses : variance (A' × B') < variance (A × B) (In brackets : variance [A' × B'] < variance [A × B]).

F = rapport des variances de A × B et A' × B' (ratio of variances of A × B and A' × B').

Source de (of) variation	LM-GP 7.1			LM-GP 7.2		
	ddl (df)	Carré moyen (Mean square)	Estimation carré moyen (Estimated mean square)	ddl (df)	Carré moyen (Mean square)	Estimation carré moyen (Estimated mean square)
Répétitions (Replications)	7			7		
<i>Pisifera</i>	11	CM _P (MS _P)	$\sigma_D^2 + 8\sigma_B^2 + 16\sigma_P^2$	5	CM _P (MS _P)	$\sigma_D^2 + 8\sigma_B^2 + 24\sigma_P^2$
<i>Dura</i> dans (within) <i>pisifera</i>	12	CM _D (MS _D)	$\sigma_D^2 + 8\sigma_B^2$	12	CM _D (MS _D)	$\sigma_D^2 + 8\sigma_B^2$
Résidu (Residue)	156	CM _e (MS _e)	σ_e^2	106	CM _e (MS _e)	σ_e^2

L'analyse de variance classique est donnée ci-dessus avec l'estimation des carrés moyens.

Cette analyse conduit à l'estimation des variances dues aux *pisifera* (σ_P^2) et aux *dura* (σ_D^2).

La composante σ_B^2 est due au fait que les groupes d'individus qui descendent de plusieurs *pisifera* diffèrent, ces groupes sont constitués de demi-frères ; σ_B^2 est donc la covariance entre « demi-frères » (COV_{«HS»}). De même σ_D^2 est la covariance entre « pleins frères » moins la covariance entre « demi-frères » (COV_{«FS»} - COV_{«HS»}). Nous mettons demi-frères et pleins frères entre guillemets car, du fait de la génération d'autofécondation, les individus sont plus apparentés que des frères ou demi-frères au sens classique. Si on admet que les variances génétiques sont voisines dans les populations de départ, on démontre que dans le cas de notre schéma :

$$\text{COV}_{\text{«HS»}} = \frac{5}{8}V_A + \frac{3}{8}V_D$$

$$\text{et } \text{COV}_{\text{«FS»}} = \frac{3}{4}V_A + \frac{9}{16}V_D,$$

V_A et V_D étant les variances additives et de dominance dans la population de départ. La résolution de ces deux équations à deux inconnues conduit à estimer V_A et V_D (Tabl. IV).

Les résultats de ce tableau doivent être interprétés avec beaucoup de prudence et ne peuvent indiquer que des tendances. En effet, les estimations obtenues ont une faible précision du fait du schéma même. De plus, les hypothèses de départ ne sont pas forcément respectées ;

en particulier, la variance due aux *dura* σ_D^2 est souvent nettement plus élevée que celle due aux *pisifera* surtout dans l'essai LM-GP 7.2, ceci entraîne une surestimation de σ_P^2 et de la variance de dominance qui sont, de plus, enflées par d'autres effets possibles : effets maternels, environnement commun, interactions...

Nous avons également fait figurer dans le tableau IV les estimations d'héritabilité calculées selon plusieurs voies indiquées ci-contre (p. 347).

Les résultats font ressortir :

— une bonne concordance des estimations entre les essais. Ceci indique que les matériels utilisés se comportent génétiquement de façon voisine, ce qui paraît logique puisque, dans tous les cas, les géniteurs de départ sont assez proches dans les populations Déli d'une part, La Mé d'autre part.

— La dominance est plus importante que l'additivité pour l'ensemble des caractères de production, le taux d'extraction et la teneur en huile qui présentent donc des héritabilités faibles ou pratiquement nulles à l'exception du nombre de régimes et du poids moyen de régime dont les estimations d'héritabilité ne sont pas négligeables.

— L'additivité est certainement prédominante en revanche pour le pourcentage de fruits sur régime, la teneur en pulpe du fruit, le poids moyen des fruits, ces deux derniers caractères ayant des héritabilités plus élevées alors que le pourcentage de fruits sur régime présente des héritabilités faibles.

De plus, les mensurations effectuées sur la hauteur des

TABLEAU IV. — Estimations des variances génétiques et des héritabilités dans les essais de reproduction d'un hybride
(Estimate of genetic variances and heritabilities in trials reproducing a hybrid)

Caractère (Character)	LM-GP 7.1 : L9T × D132D								LM-GP 7.2 : L11T × D112D								LM-GP 6 : L2T × D10D
	σ_D^2	σ_P^2	V_A	V_D	V_P	h_c^2	h_f^2	h_l^2	σ_D^2	σ_P^2	V_A	V_D	V_P	h_c^2	h_f^2	h_l^2	h_b^2
Production																	
Poids total (Weight) (kg/an)	45,1	13,6	0	376,7	271,4	0	0,08	0,29	31,7	0	0	282,0	281,9	0	0,26	0,15	0,13
Nombre de régimes (No. of bunches)	0,92	0,53	0	7,26	4,45	0	0,18	0,43	3,25	0	0	28,89	8,50	0	—	0,51	0,44
Poids moyen (Average bunch wt.) (kg)	0,44	0,59	0	2,88	3,34	0	0,28	0,41	3,51	0	0	31,20	7,30	0	—	0,64	0,37
Huile (Palm oil) t/ha	0,04	0,01	0	0,34	0,34	0	0,05	0,20	0,03	0,01	0	0,29	0,35	0,02	0	0,15	0,05
Régimes (Bunches)																	
P. 100 fruits	0	3,43	9,16	0	24,7	0,37	0,22	0,19	7,36	1,44	0	62,86	40,86	0,06	0,15	0,29	0,18
— pulpe (pulp)	0	2,69	7,18	0	16,35	0,44	0,26	0,22	7,52	0	0	—	22,46	0	0,31	0,45	0,51
— huile/frais (oil/fresh pulp)	1,11	1,68	0	6,89	9,80	0	0,27	0,38	0,07	1,14	2,69	0	10,89	0,17	0,01	0,15	0,16
— huile/sec (oil/dry pulp)	0	0,40	1,07	0	5,85	0,18	0,11	0,09	0,31	0,21	0	2,36	8,91	0,04	—	0,08	—
Poids du fruit (Weight 1 fruit) - g	0,10	0,49	0,78	0,02	2,48	0,31	0,31	0,31	1,98	1,14	0	15,52	5,61	0,33	0,13	0,74	0,40
P. 100 huile sur régime (oil/bunch)	0,88	0,45	0	7,00	9,69	0	0,07	0,18	0,39	0	0	3,45	10,58	0	0	0,05	0,20

σ_D^2 = variance due aux (to) *dura*

σ_P^2 = variance due aux (to) *pisifera*

V_A = variance additive

V_D = variance de dominance (dominance variance)

V_P = variance phénotypique (phenotypic variance)

(Voir texte - see text)

h^2 = héritabilité (heritability)

h_c^2 = V_A/V_P

h_f^2 = à partir du parent *pisifera* (from *pisifera* parent)

h_l^2 = à partir du parent *dura* (from *dura* parent)

h_b^2 = héritabilité au sens large (heritability in broad sense)

Désignation	Calcul (Calculation)	Estimation (Estimate)	Remarques (Remarks)
h_c^2	V_A/V_P	V_A/V_P	Héritabilité au sens strict (<i>Heritability in narrow sense</i>)
h_p^2	$\frac{8}{5} \sigma_p^2/V_P$	$\frac{V_A + \frac{3}{5} V_D}{V_P}$	Surestime l'héritabilité au sens strict si V_D important (<i>Overestimates heritability in narrow sense if V_D large</i>)
h_e^2	$\frac{4}{3} (\sigma_F^2 + \sigma_D^2)/V_P$	$\frac{V_A + \frac{3}{4} V_D}{V_P}$	Sous-estime l'héritabilité au sens large (<i>Underestimates heritability in broad sense</i>)
h_D^{2*}	Régression parent/enfant (Parent/offspring regression)	V_A/V_P	Héritabilité au sens strict (<i>Heritability in strict sense</i>)

* h_D^{2*} , calculée à partir de la régression parent/enfant fait intervenir une donnée nouvelle, la valeur du parent *dura*. Cette estimation est indépendante des autres (*calculated on the parent/offspring regression, brings into play a new datum, the value of the dura parent. This estimate is independent of the others*).

arbres dans les essais LM-GP 7.1 et LM-GP 7.2 indiquent une bonne héritabilité de la vitesse de croissance.

Héritabilité h^2	LM-GP 7.1	LM-GP 7.2
sur parent <i>dura</i>	0,69	0,34
sur parent <i>pisifera</i>	0,53	0,18
sur demi-parent	0,50	0,50

Ces résultats ne sont valables en toute rigueur que pour les essais considérés ou des matériels identiques. Ils apparaissent cependant en concordance avec ce qui est déjà connu de façon assez générale sur le palmier à huile : bonne héritabilité des caractères pulpe, poids du fruit, croissance en hauteur (la composition de l'huile et la tolérance à la fusariose, non étudiées ici, sont vraisemblablement dans ce cas), assez bonne héritabilité du nombre et du poids moyen de régime, mais héritabilité faible pour la production totale de régimes ou d'huile et le taux d'extraction.

Echantillonnage.

La reproduction fidèle d'un croisement repose sur la supposition que l'on utilise des échantillons représentatifs de *dura* et de *pisifera* dans les autofécondations. Les résultats exposés précédemment montrent que nos échantillons, relativement faibles (de l'ordre de 23 D et 12 à 13 P), semblent suffisants. On peut alors essayer de déterminer le nombre minimum de géniteurs nécessaires pour reproduire un croisement donné avec une certaine précision.

Les estimations des variances dues aux *dura* et aux *pisifera* nous permettent d'approcher le nombre des *dura* nécessaires dans l'hypothèse où ces *dura* seraient croisés avec un même *pisifera* moyen, et réciproquement pour les *pisifera*.

Ainsi, la variance entre croisements due à un parent étant : σ_p^2 , le nombre (n) de parents nécessaires pour que la moyenne des croisements $A' \times B'$ ait une probabilité inférieure à 5 p. 100 de s'écarter de plus de 5 p. 100 de la moyenne (\bar{x}) de $A \times B$ est :

$$n = \left(t_{n-1, 0,975} \times \frac{\sigma_p}{0,05 \bar{x}} \right)^2$$

Ces valeurs sont indiquées ci-dessous pour les essais étudiés :

	LM-GP7.1	LM-GP7.2	LM-GP6	LD-GP3
Nombre de <i>dura</i>	10	10	6	—
Nombre de <i>pisifera</i>	5	1	—	12

Ces valeurs sont indicatives et sous-estimées par les essais GP 7.1 et 2 car elles ne tiennent pas compte des variances d'interaction entre les *dura* et les *pisifera*. Elles font ressortir la faible importance des parents *pisifera* par rapport aux *dura* dans les essais LM-GP 7, alors que l'inverse se produit dans les essais top-cross. En fait, le nombre des *dura* et des *pisifera* nécessaires sera fonction, pour chaque reproduction, de la variabilité des deux autofécondations utilisées.

En général, on observe que la variance due à chacun des groupes de reproducteurs *dura* et *pisifera* représente 1 à 1,7 fois les 5 p. 100 (souvent moins pour les *pisifera*) de la production moyenne de l'hybride parental ; on peut donc en déduire en première approximation que 12 *dura* et 12 *pisifera* permettent la reproduction satisfaisante d'un croisement.

On peut également, à partir de la variance observée (s^2) entre les lignées d'une même reproduction, chercher à savoir le nombre de croisements qu'il est nécessaire de réaliser pour que leur moyenne ne soit pas inférieure à celle du croisement parental.

La probabilité que la moyenne \bar{X} de la reproduction soit inférieure à une valeur x_i , alors que la vraie moyenne de l'hybride parental est m , est définie par :

$$P(\bar{X} < x_i) = \pi \left(\frac{x_i - m}{s} \sqrt{n} \right)$$

(n étant le nombre de lignées constituant la reproduction, et π la fonction de répartition de la distribution normale réduite).

On en déduit qu'il faut réaliser au moins

$$n = \left(\pi^{-1} p \frac{s}{m - x_i} \right)^2$$

croisements pour que leur moyenne soit supérieure à x_i avec une probabilité p . Le tableau ci-après donne le nombre de croisements théoriquement nécessaires pour que leur moyenne ne soit pas inférieure à 95 p. 100 de la moyenne du croisement $A \times B$ avec les probabilités 95 et 99 p. 100.

Les deux dernières lignes du tableau V donnent les cas théoriques où l'écart-type des moyennes des lignées de la reproduction est égal à 10 et 12 p. 100 de la moyenne générale, ce qui nous paraît correspondre à des cas extrêmes.

Il apparaît donc que 12 à 20 croisements sont suffisants pour constituer une reproduction dont la probabilité d'être inférieure de seulement 5 p. 100 à la valeur du croisement de départ est très faible (inférieure à 5 p. 100).

TABLEAU V. — Nombre de croisements nécessaires pour une reproduction
(Number of crosses necessary for a reproduction)

	Reproduction > 95 % de la moyenne de $A \times B$ (Reproduction > 95 % of mean of $A \times B$)	
	Probabilité (Probability)	
	95 %	99 %
LM-GP 7.1	8	16
LM-GP 7.2	9	19
LM-GP 6	3	6
s = 10 % de m	11	22
s = 12 % de m	16	31

Si pour chacun de ces croisements on utilise des géniteurs différents, les échantillons de *dura* et de *pisifera* sont satisfaisants d'après le début de ce paragraphe.

CONSEQUENCES ET DISCUSSION

L'intérêt fondamental des essais présentés est évidemment de confirmer la possibilité de reproduire un hybride intéressant en utilisant les autofécondations de ses parents.

Mais les résultats exposés permettent d'envisager plus en détail quelques conséquences pour la production de semences et pour l'amélioration.

Production de semences.

Nous avons vu qu'un minimum relativement faible de *dura* et de *pisifera* conduit à une reproduction fidèle d'un hybride. En réalité, pour produire les semences, nous utilisons dans chaque autofécondation un nombre de géniteurs (25 à 100) bien supérieur à ce minimum. Nous sommes donc sûrs de la valeur de cette reproduction à partir du moment où l'on prend soin de la constituer d'au moins 15 à 20 descendance différentes. On peut ainsi livrer aux planteurs de véritables « hybrides » identifiés ayant leur code et leurs caractéristiques avec tous les avantages que cette individualisation comporte [Gascon *et al.*, 1981].

En fait, on ne cherche pas à faire une reproduction exacte des hybrides choisis. On réalise des reproductions améliorées de ces hybrides en sélectionnant phénotypiquement les reproducteurs sur les caractères héréditaires lorsque cette sélection n'entraîne pas de biais défavorable sur d'autres caractères. Ainsi, un choix plus ou moins sévère des géniteurs est effectué pour le pourcentage de pulpe sur fruit. Une sélection particulièrement efficace peut être réalisée sur la vitesse de croissance puisque dans ce cas le choix porte sur les deux sexes simultanément. Il est alors possible de calculer le gain dû à la sélection qui est fonction de l'intensité de sélection (i), l'écart-type des parents pour le caractère considéré et son héritabilité. Ainsi pour l'essai LM-GP 7.2, la vitesse de croissance moyenne est de 45 cm/an. En éliminant 50 p. 100 des reproducteurs sur leur taille ($i = 0,8$), on réduit la croissance de la reproduction de 2,5 cm/an environ.

Il est tenu compte également du nombre de régimes et de leur poids moyen, avec plus de prudence toutefois étant donné la corrélation négative entre ces deux caractères.

Amélioration.

Nous avons parlé jusqu'ici de « reproduction » d'un hybride intéressant. Il est également possible d'améliorer cet hybride lui-même. En effet, les croisements $A' \times B'$ qui constituent la reproduction d'un hybride $A \times B$ se répartissent autour de la moyenne de $A \times B$ et certains lui sont supérieurs. Si on peut reconnaître ces croisements particuliers dans des essais comparatifs (indispensables ici aussi du fait des faibles héritabilités des productions de régimes et d'huile), on peut reproduire à nouveau ces croisements à partir des autofécondations A'' et B'' de A' et de B' .

Dans les essais analysés ici, le choix des 10 p. 100 meilleures descendance conduit à des améliorations de la production d'huile de 16 p. 100 pour LM-GP 7.1, 18 p. 100 pour LM-GP 7.2 et 10 p. 100 pour LM-GP 6 dans lequel seule la variabilité du parent *dura* est exploitée.

On peut aussi évaluer quelle serait la variance de tels hybrides améliorés et la comparer à celle de l'hybride $A \times B$. Les rapports sont de 2,72**, 1,84* et 3,61** respectivement pour LM-GP 7.1, LM-GP 7.2 et LM-GP 6 pour la production de régimes, et de 2,16**, 1,39 et 1,69* pour le taux d'extraction. On peut donc prévoir que ces hybrides seront significativement plus homogènes que le croisement parental $A \times B$ (Fig. 3).

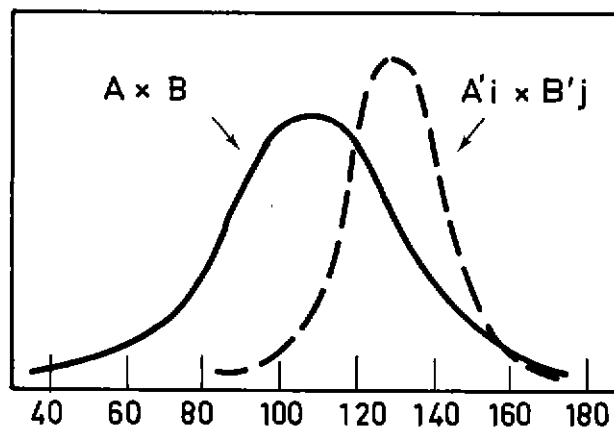


FIG. 3. — Exemple de distribution attendue pour la production de régimes — en kg — d'un hybride $A' \times B'$ obtenu par amélioration de $A \times B$: cas du LM-GP 7.1 (Example of expected distribution for bunch production — in kg — of a hybrid $A' \times B'$ obtained by improving $A \times B$: case of LM-GP 7.1).

L'amélioration d'un bon hybride selon cette méthode constitue une variante originale dans notre schéma d'amélioration. En effet, la sélection récurrente réciproque fait intervenir une génération de croisements entre les meilleurs parents afin d'exploiter au mieux les phénomènes de recombinaison. Il s'écoule alors environ 8 ans avant de pouvoir entamer un nouveau cycle. Ce laps de temps est supprimé dans l'amélioration d'un croisement puisque les autofécondations sont déjà disponibles lorsqu'on connaît l'hybride intéressant. Il y a donc là une possibilité intéressante d'amélioration à court terme en attendant la réalisation du cycle complet de sélection récurrente. Bien sûr, ce système ne tire parti que de la variabilité intra-croisement et la diminution rapide de cette variation ne permettra pas de répéter le processus très longtemps, d'autant que l'on aura intérêt dans ce cas à utiliser des pressions de sélection élevées pour réaliser un gain maximal le plus rapidement possible.

CONCLUSION

L'intérêt principal des essais que nous venons de décrire est de confirmer le bien-fondé de la méthode employée par l'I.R.H.O. pour produire ses semences sélectionnées. Etant donné un croisement $A \times B$ supérieur, on peut le reproduire en grandes quantités en utilisant les autofécondations A' et B' de ses parents. Un mélange de 15 à 20 croisements A' et B' obtenus à partir de *dura* et de *pisifera* différents conduit à une reproduction très précise.

En fait, les semences produites présentent une amélioration par rapport à l'hybride de départ grâce à une sélection phénotypique des arbres reproducteurs sur les caractères héréditaires.

Il est également possible d'améliorer l'hybride $A \times B$

pour la production d'huile en comparant les différents croisements $A' \times B'$, qui constituent la reproduction, dans un essai comparatif et en ne reproduisant que les meilleurs selon le même processus. On a alors un second cycle de sélection parallèle à la sélection récurrente réciproque. Cette voie qui n'exploite que la variabilité intra-croisement ne peut être poursuivie très longtemps en raison de la diminution de cette variabilité, mais elle apporte à court terme une augmentation appréciable sur le rendement.

Pour le planteur, la possibilité d'acquérir des croisements identifiés aux caractéristiques de rendement et de qualité bien établies, comme cela se pratique pour les variétés modernes de maïs, constitue une garantie de production et d'homogénéité fort intéressante en attendant de pouvoir disposer de matériels clonaux testés.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] COMSTOCK R. E. et ROBINSON H. F. (1952). — Estimation of average dominance of genes. In : *Heterosis*, Iowa State College Press, Ames (U.S.A.), p. 494-516.
- [2] GALLAIS A. (1977). — Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. I. Synthèse sur les problèmes généraux et sur les bases théoriques pour la sélection récurrente intra-population. *Ann. Amélior. Plantes* 27, N° 3, p. 281-330.
- [3] GASCON J.-P. et de BERCHOUX C. (1964). — Caractéristiques de la production d'*Elaeis guineensis* (Jacq.) de diverses origines et de leurs croisements. Application à la sélection du palmier à huile. *Oléagineux*, 19, N° 2, p. 75-84.
- [4] GASCON J.-P., JACQUEMARD J.-C., HOUSOU M., BOUTIN D., CHAILLARD H. et KANGA FONDJO F. (1981). — Production of selected seeds in the oil palm *Elaeis guineensis* Jacq. Oil Palm International Conference, Kuala Lumpur, Malaysia (17-20 June 1981). (A paraître dans *Oléagineux*, 36, n° 10).
- [5] MEUNIER J. et GASCON J.-P. (1972). — General schema for oil palm improvement at the I.R.H.O. *Oléagineux*, 27, N° 1, p. 1-12.

SUMMARY

Genetic study of the reproduction of an *Elaeis guineensis* oil palm cross.

J.-C. JACQUEMARD, J. MEUNIER and F. BONNOT, *Oléagineux*, 1981, 36, N° 7, p. 343-352.

With the oil palm, the most effective way of improving the value of the seeds supplied to the planters is to reproduce the best crosses discovered each year in the comparative hybrid trials. It is known that in theory the reproduction of a given hybrid $A \times B$ is possible by crossing samples of trees A' and B' descended from A and B by selfing. Several trials planted in the Ivory Coast and Cameroon have confirmed this hypothesis, and show that a sample of 12 to 20 crosses is sufficient for the faithful reproduction of a given hybrid. Moreover, the seeds obtained in this way are an improvement on the original hybrid thanks to supplementary phenotypic selection on the most heritable characters such as pulp content, oil quality and above all vertical growth. The application of this principle to the best crosses in the reproduction also leads, through the exploitation of intra-cross variability, to an increase of 10-20 p. 100 in yield, as well as a reduction in the heterogeneity of the plantations. This method of improvement in parallel with recurrent reciprocal selection is of particular interest for a perennial plant such as oil palm, as it allows a considerable short-term gain of one generation on the normal improvement cycle.

RESUMEN

Estudio genético de la reproducción de un cruzamiento en la palma africana *Elaeis guineensis*.

J.-C. JACQUEMARD, J. MEUNIER y F. BONNOT, *Oléagineux*, 1981, 36, N° 7, p. 343-352.

En la palma africana la solución más eficaz para mejorar el valor de las semillas suministradas a los cultivadores, consiste en reproducir los mejores cruzamientos descubiertos cada año en las pruebas de comparación de híbridos. Se sabe teóricamente que la reproducción de un determinado híbrido $A \times B$ es posible cruzando muestras de árboles A' y B' descendientes de A y B por autofecundación. Varios ensayos sembrados en Costa de Marfil y en Camerún verifican esta hipótesis, mostrando que una muestra de 12 a 20 cruzamientos basta para reproducir fielmente un determinado híbrido. Además, las semillas así producidas resultan mejoradas respecto al híbrido inicial, mediante una selección fenotípica suplementaria por los caracteres más heritables, como el contenido de pulpa, la calidad del aceite, y principalmente el crecimiento longitudinal. La aplicación de este principio a los mejores cruzamientos de la reproducción permite además, explotándose la variabilidad intra cruzamiento, un progreso del 10 al 20 p. 100 en el rendimiento, así como una disminución de la heterogeneidad de las plantaciones. Este sistema de mejora en paralelo con la selección recurrente recíproca, es especialmente interesante para una planta perenne como la palma africana, porque permite ganar mucho tiempo a corto plazo, con una ventaja de una generación respecto al ciclo normal de mejora.

Genetic study of the reproduction of an *Elaeis guineensis* oil palm cross⁽¹⁾

Application to selected seed production and improvement

J. C. JACQUEMARD (2), J. MEUNIER (3) and F. BONNOT (4)

INTRODUCTION

It was shown that the *Elaeis guineensis* oil palm crosses between trees of different geographical origins had an annual palm oil yield notably higher than that of intra-origin ones [Gascon and de Berchoux, 1964].

This result, to be expected in an allogamous plant, reinforced the interest of the orientation adopted following the discovery of the heredity of the shell-thickness character: the production of D × P seeds between *dura* Deli and *pisifera* of African origins became common.

The breeder's problem then became to discover the most productive crosses so as to deliver only those to the planters. To this end, the I.R.H.O. adopted recurrent reciprocal selection as the improvement schema in 1957 [Meunier and Gascon, 1972]. This method consists in comparing the largest possible number of crosses in comparative (or progeny) trials. The planting of several hundred hectares of these trials then showed that some types of crosses were better than others, but also that the gap between the worst and best crosses was larger than expected: some trees give particularly interesting hybrids in combination. However, identifying these elite crosses is of practical interest only if they can be reproduced and delivered in sufficient quantities to the plantations.

The laws of quantitative genetics show that in theory a cross can be exactly « reproduced » using selfs of its parents. The I.R.H.O. worked on this principle to produce its selected seeds. Nonetheless, it seemed prudent to verify the theory, and several trials were implanted on the La Me Station in the Ivory Coast to demonstrate the value of the method. The first of these trials is now in its tenth year and we considered it would be of interest to examine the results without delay and to analyse the consequences for improvement and seed production.

MATERIAL AND METHODS

Three trials, LM-GP 7.1, 2, and 3, planted respectively in 1970, 1971 and 1975, study the reproduction of 3 different hybrids according to the following principle (Fig. 1).

Given one *dura* A, one *tenera* B and their selfs, the hybrid A × B is reproduced by crossing individually a sample of the *dura* from the self of A with a sample of the *pisifera* from the self of B (the exact reproduction would use *tenera* but we preferred to place ourselves in seed production conditions).

To carry out each of these reproductions, 23 different *dura* and 12 to 14 *pisifera* were chosen at random, some *pisifera* being crossed with 2 *dura* (LM-GP 7.1 and 3) or 3 *dura* (LM-GP 7.2).

Each trial was planted in a randomized blocks design with 8 replications and 2 treatments, the elementary plot including 26 trees of hybrid A × B and 26 trees of the reproduction A' × B', taken from 26 different crosses (1 tree per cross per replication). The hybrids studied are Deli × La Me crosses:

- L9T × D132D (LM-GP 7.1),
- L11T × D112D (LM-GP 7.2) and
- L7T × D6D (LM-GP 7.3)

We have also given the results of two trials which reproduce the hybrid L2T × D10D differently, by top-crosses (Fig. 2). Trial LD-GP 3 planted in Cameroon in 1970 studies the progenies of

24 *tenera* taken randomly for the self of L2T crossed with D10D; trial LM-GP 6 planted in the Ivory Coast in 1972 uses 24 *dura* of the self of D10D crossed with L2T.

The experimental design of these trials is a 5 × 5 balanced lattice with 6 replications. The elementary plot is composed of 2 rows of 5 trees.

RESULTS

Comparison of means.

Table I compares the annual productions of the crosses and of their reproduction for the 5 trials. Although the materials studied had different potentials and were observed at varying ages, the identity between a cross and its reproduction is as remarkable for total bunch weight and its components, as it is for oil yield.

It is noteworthy that in the 3 trials LM-GP 7, no significant difference was found between *dura* and *tenera* for bunch production.

There is also good concordance for bunch composition in trial LM-GP 7.1 and LM-GP 6. In trial LM-GP 7.2 a slight selection on pulp content was carried out on the *dura* of D112D self. The analysis shows that at the same time, there was an effect on percentage of fruit to bunch and oil content. These results are found again in the reproduction. It should also be mentioned that in this last trial, the sample of *pisifera* used is the smallest. In all cases, the extraction rates of a cross and its reproduction do not differ. A significant increase in mean fruit weight is noted in both trials. Lastly, the slight difference in height growth is due to an involuntary bias on the *pisifera*: in effect, in our desire to carry out the trials as soon as possible, we tended to use those *pisifera* which were the first to yield pollen; it turned out that these more « masculine » trees grow slightly faster than their sibs.

Let us mention that in all these trials (except LD-GP 3) the reproductions are not absolutely rigorous since the *tenera* parent has been used as a female in each hybrid and its descendants as male parents (*pisifera*) in the reproduction. The fact that no difference is found indicates that there is no observable maternal effect for the characters studied, save perhaps for mean fruit weight.

Comparison of variances.

It is known that for a quantitative character affected by heterosis, more or less close strong inbreeding of the parents has the effect of increasing variance between crosses [Gallais, 1977]. It would not be surprising, therefore, to find that all individuals constituting a reproduction show a variance greater than that of the parental hybrid.

In fact, the results in Table III show that the variance of the reproduction is not significantly different to that of the original cross (its estimate can even appear lower due to experimental error). The difference observed for average fruit weight in trial LM-GP 7.2 stems in reality from the deviation on the means, the coefficients of variation in A × B and A' × B' being very close to one another.

These results as a whole enable us to affirm that from the point when a particularly interesting cross is observed, it is possible to reproduce it in large quantities using the method described. The reproduction will have the same mean value and the same variability as the hybrid chosen.

GENETIC STUDY

Variances and heritabilities.

Trials LM-GP 7.1 and 2 were built on a hierarchical family structure corresponding to the NCI design of Comstock and Robinson (each *pisifera* is crossed with several *dura*). This enables genetic variances to be studied after some adaptations to take into account the introduction of selfs into our plans.

(1) Communication presented to International Conference « The Oil Palm in agriculture in the eighties », 1981, 17-20 June, Kuala Lumpur (Malaysia).

(2) I.R.H.O. Plant Breeding Service, La Me Station. B.P. 13, Binger-ville (Ivory Coast).

(3) I.R.H.O. Plant Breeding Department. GERDAT, B.P. 5035 - 34032 Montpellier Cedex (France).

(4) I.R.H.O. Statistics Department. GERDAT, B.P. 5035 - 34032 Montpellier Cedex (France).

The value Y_{ijk} of an individual can be expressed according to the following statistical model:

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_{ij} + \delta_k + e_{ijk}$$

where μ is the overall mean, α_i the effect of *pisifera* i, β_{ij} the effect of *dura* j crossed with *pisifera* i, δ_k the effect of replication k, and e_{ijk} represents the effect of the uncontrolled environment and genetic deviation due to individuals within one cross.

The standard variance analysis is given p. 346 with the estimate of the mean squares (table).

This analysis leads to an estimate of the variances due to *pisifera* (σ_p^2) and *dura* (σ_d^2).

The component σ_p^2 is due to the fact that the groups of individuals descending from several *pisifera* differ. These groups consist of half sibs; σ_p^2 is thus the covariance of « half sibs » (COV_{HS}). Similarly σ_d^2 is the covariance of « full sibs » minus the covariance of « half sibs » ($\text{COV}_{\text{FS}} - \text{COV}_{\text{HS}}$). We put half sibs and full sibs in quotes since, given the generation of selfing, the individuals are more related than sibs or half sibs in the standard sense of the word. If it is admitted that genetic variances are similar in the original populations, it is shown that in the case of our design:

$$\text{COV}_{\text{HS}} = \frac{5}{8}V_A + \frac{3}{8}V_D$$

$$\text{and } \text{COV}_{\text{FS}} = \frac{3}{4}V_A + \frac{9}{16}V_D$$

V_A and V_D being the additive and dominance variances in the original population. Solving these two equations with two unknowns leads to an estimate of V_A and V_D (Table IV).

The results of this table must be interpreted cautiously and can only indicate tendencies. In effect, the precision of the estimates obtained is low due to the plan itself. Furthermore, the original hypotheses are not necessarily respected: in particular, the variance due to *dura* σ_d^2 is often markedly higher than that due to *pisifera* especially in the trial LM-GP 7.2. This leads to an over-estimate of σ_d^2 and of the variance of dominance, which are, in addition, swollen by other possible effects: maternal effects, common environment, interactions...

In Table IV we have also shown the heritability estimates calculated in several ways as indicated p. 347 (table).

The results show:

— Good concordance of estimates between trials. This indicates that the materials used behave genetically in similar fashion, which seems logical, since in all cases the original parents are rather close, in the Deli population on the one hand, in the La Me one on the other.

— Dominance is more important than additivity for all production characters, extraction rate and oil content, for which there is little or no heritability save for the number of bunches and average bunch weight, for which the estimates of heritability are not negligible.

— Additivity is undoubtedly predominant, on the other hand, for the p. 100 of fruit/bunch, p. 100 pulp/fruit, average bunch weight, the two latter characters having higher heritability whereas the p. 100 fruit/bunch is of low heritability.

Furthermore, measurements of the height of trees in trials LM-GP 7.1 and LM-GP 7.2 indicate a good heritability of growth rate.

Heritability h^2	LM-GP 7.1	LM-GP 7.2
on <i>dura</i> parent	0.69	0.34
on <i>pisifera</i> parent	0.53	0.18
on mid-parent	0.50	0.50

These results are rigorously valid only for the trials considered or identical material. However, they do appear to agree with what is already known rather generally of the oil palm: good heritability of pulp, fruit weight and height growth characters (this is likely to be the case for oil composition and tolerance to *Fusarium* wilt, not studied here), quite good heritability to the number and average bunch weight, but low heritability for bunch yield or oil production and extraction rate.

Sampling.

The faithful reproduction of a cross rests on the assumption that representative samples of *dura* and *pisifera* will be used in the selfs. The results given above show that our relatively small

samples (about 23 D and 12 to 13 P) seem sufficient. An attempt can then be made to determine the minimum number of parents necessary to reproduce a given cross with a certain degree of exactitude.

The estimates of variances due to *dura* and *pisifera* enable us to approach the number of *dura* necessary, in the hypothesis that these *dura* will be crossed with a same average *pisifera*, and reciprocally for the *pisifera*.

Thus, the variance between crosses due to a parent being σ_p^2 , the number (n) of parents required for the mean of crosses $A' \times B'$ to have less than 5 p. 100 probability of deviating by more than 5 p. 100 from the mean (\bar{x}) of $A \times B$ is:

$$n = \left(t_{n-1, 0.975} \times \frac{\sigma_p}{0.05\bar{x}} \right)^2$$

These values are given below for the trials studied:

	LM-GP 7.1	LM-GP 7.2	LM-GP 6	LD-GP 3
Number of <i>dura</i>	10	10	6	—
Number of <i>pisifera</i>	5	1	—	12

These values are indicative and under-estimated for trials GP 7.1 and 2, as they do not take into account interaction variances between *dura* and *pisifera*. They bring out the small importance of the *pisifera* parents compared to the *dura* in trials LM-GP 7, whereas the opposite occurs in the top-cross trials. In fact, the number of *dura* and *pisifera* required for each reproduction will be a function of the variability of the two selfs used.

In general, the variance due to each of the groups of *dura* and *pisifera* parents represents 1 to 1.7 times the 5 p. 100 (often less for the *pisifera*) of mean yield of the parental hybrid; as a first approximation, it can be deduced that 12 *dura* and 12 *pisifera* enable satisfactory reproduction of a cross.

On the basis of the observed variance (s^2) between the families of a single reproduction, the number of crosses required for their mean to be no lower than that of the parental cross can also be sought.

The probability that the mean \bar{X} of the reproduction will be lower than a value x_i whereas the real average of the parental hybrid is m , is defined by:

$$P(\bar{X} < x_i) = \pi \left(\frac{x_i - m}{s} \sqrt{n} \right)$$

(n being the number of families making up the reproduction and π the distribution function of the unit normal distribution).

It is deduced from this that at least

$$n = \left[\pi^{-1}(P) \frac{s}{m - x_i} \right]^2$$

crosses must be carried out for their mean to be higher than x_i with a probability p. The table p. 348 gives the number of crosses theoretically necessary for their mean to be not less than 95 p. 100 of the mean cross $A \times B$ with 95 p. 100 and 99 p. 100 probability.

The last two lines of Table V give the theoretical cases where the standard deviation of the mean of the families of the reproduction is equal to 10 and 12 p. 100 of the overall mean, which appears to us to correspond to extreme cases.

It thus appears that 12 to 20 crosses are sufficient to constitute a reproduction whose probability of being inferior by only 5 p. 100 to the value of the original cross is very low (less than 5 p. 100).

If for each of these crosses different parents are used, the *dura* and *pisifera* samples are satisfactory, as stated in the first paragraph of this section.

CONSEQUENCES AND DISCUSSION

The fundamental value of the trials presented is obviously the confirmation that it is possible to reproduce an interesting hybrid using its parents selfs.

But the results described enable some consequences for seed production and improvement to be considered in greater detail.

Seed production.

— We have seen that relatively low minimum of *dura* and *pisifera* will enable faithful reproduction of a hybrid. In reality to produce seeds, we use for each self a number of parents (25 to 100) very much above this minimum. We are thus sure of the value of this reproduction: on condition that care is taken to make it up of at least 15 to 20 different progenies. Thus planters can be supplied with real identified « hybrids » having their code and characteristics with all the advantages that this individualisation implies [Gascon *et al.*, 1981].

— In fact, the aim is not to make an exact reproduction of the chosen hybrids. Improved reproductions of these hybrids are made by phenotypic selection of the parents on heritable characters when this selection will not lead to an unfavourable bias against other characters. A more or less strict choice of parents is thus made for p. 100 pulp to fruit. A particularly efficient selection can be carried out on growth rate since in that case, the choice bears on both sexes at the same time. It is then possible to calculate the gain due to selection which is function of the intensity of selection (i), the standard deviation of the parents for the character considered and its heritability. Thus for trial LM-GP 7.2 mean growth rate is 45 cm/year. By eliminating 50 p. 100 of the parents on their height ($i = 0.8$) growth of the reproduction is reduced by about 2.5 cm/year.

The number of bunches and their average weight are also taken into account, though more prudently, given the negative correlation between these two characters.

Improvement.

Up to now we have spoken of « reproduction » of an interesting hybrid. It is also possible to improve this hybrid itself. In effect, the $A' \times B'$ crosses which make up the reproduction of a hybrid $A \times B$ distribute themselves on either side of the mean of $A \times B$ and some will be superior. If these special crosses can be recognized in the comparative trials (indispensable here again due to the poor heritability of bunch and oil production), these crosses can be reproduced again from the selfs A'' and B'' of A' and B' .

In the trials analysed here, the choice of 10 p. 100 of the best progenies leads to an improvement in oil production of 16 p. 100 for LM-GP 7.1, 18 p. 100 for LM-GP 7.2 and 10 p. 100 for LM-GP 6, in which only the variability of the *dura* parent is exploited.

The variance of such improved hybrids can also be evaluated and compared to that of the hybrid $A \times B$. The ratios are 2.72**, 1.84* and 3.61** respectively for LM-GP 7.1, LM-GP 7.2 and LM-GP 6 for bunch production and 2.16**, 1.39 and 1.69* for the extraction rate. The hybrids can therefore be expected to be significantly more homogeneous than the parental cross $A \times B$ (Fig. 3).

Improvement of a good hybrid by this method is an original variant in our improvement schema. In effect, recurrent reciprocal selection brings in one generation of crosses between the best parents in order to exploit recombinations to the best. About 8 years elapse before a new cycle can be begun. This time lapse is eliminated where a cross is improved since the selfs are already available when the valuable hybrid is recognized. So, we have here an interesting possibility for short-term improvement while waiting for the full recurrent selection cycle to be completed. Of course, this system takes advantage only of intra-cross variability, and the rapid drop in that variation will not enable the process to be repeated for long, the more so in that in this case, it is worth using very high selection pressures to achieve maximum gain in the shortest possible time.

CONCLUSION

The main value of the trials we have just described is to confirm the soundness of the I.R.H.O.'s method for producing its selected seeds. Given a superior $A \times B$ cross, it can be reproduced in large numbers using the selfs A' and B' of its parents. A mixture of 15 to 20 $A' \times B'$ crosses obtained from different *dura* and *pisifera* leads to very exact reproduction.

In fact, the seeds produced are an improvement on the initial hybrid thanks to phenotypic selection of the parent trees on heritable characters.

It is also possible to improve hybrid $A \times B$ for oil production by comparing in a comparative trial the various $A' \times B'$ crosses which make up the reproduction, reproducing only the best according to the same process. There is then a second breeding cycle parallel to recurrent reciprocal selection. This path, which exploits only intra-cross variability, cannot be pursued very long due to a drop in such variability, but in the short term it leads to an appreciable increase in yield.

For the planter, the possibility of acquiring identified crosses with well-established yield and quality characteristics, as is the practice with modern maize varieties, is a very valuable guarantee of production and homogeneity while waiting for tested clonal material to become available.

